

# RESISTENCIA Y TOLERANCIA A ESTRÉS ABIÓTICO: MECANISMOS SOFISTICADOS DE ADAPTACIÓN DE LAS PLANTAS ANTE DISTINTAS CONDICIONES DE ESTRÉS.

Martínez Núñez Marcelino<sup>1</sup>, Vera Hernández Pedro Fernando<sup>1</sup>, Ruiz Rivas Magali<sup>1</sup>, Villalobos López Miguel Ángel<sup>1</sup>, Arroyo Becerra Analilia<sup>1</sup>, Luna Suárez Silvia<sup>1</sup>, Rosas Cárdenas Flor de Fátima<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Centro de Investigación en Biotecnología Aplicada del Instituto Politécnico Nacional, Ex-Hacienda San Juan Molino Carretera Estatal Santa Ines Tecuexcomac-Tepetitla Km 1.5, Tlaxcala C.P. 90700, México  
Tel. +52 248-48707-65.

\*Autor para correspondencia: Dra. Flor de Fátima Rosas Cárdenas, frosasc@ipn.mx

## 1. Resumen

Las plantas están expuestas continuamente a estímulos ambientales que influyen en su desarrollo, su rendimiento y su productividad. Las plantas han desarrollado diferentes estrategias morfológicas, fisiológicas y bioquímicas para hacer frente a diferentes situaciones de estrés, a lo largo de su historia evolutiva. Entre ellas, la resistencia y la tolerancia a menudo son utilizadas por las plantas para responder a tales situaciones estresantes. Esta pequeña revisión presenta un breve panorama de ambos conceptos en relación a una impresionante diversidad de respuestas de adaptación empleadas por las plantas ante diferentes factores de estrés.

**Palabras clave:** resistencia, tolerancia, estrés, plantas

## 2. Abstract

Plants are continuously exposed to environmental stimuli that affect their development, yield and productivity. Along its evolutionary history, plants have developed different morphological, physiological and biochemical strategies to cope at different stress conditions. Among them, resistance and tolerance are often used by plants in response to such stressing situations. This mini review shows a brief view for

both concepts, in their relation to an impressive diversity of adaptive responses used by plants against to different stress factors.

**Keywords:** resistance, tolerance, stress, plants

## 3. Introducción

Las plantas han evolucionado desde su aparición para adaptarse a los ambientes diversos a los que a menudo están expuestas. Las respuestas que las plantas muestran ante distintas tensiones les permiten detectar cambios ambientales sutiles y responder inmediatamente a condiciones complejas de estrés, minimizando los daños y conservando recursos valiosos para el crecimiento y la reproducción. Esta gran capacidad de respuesta a los cambios en el ambiente tiene mucho sentido si tomamos en cuenta que las plantas son organismos sésiles. Estas respuestas implican cambios a nivel transcriptómico, celular y fisiológico (Atkinson y Urwin, 2012) que se traducen en la activación organizada de una red compleja de mecanismos que procuran la adaptación de la planta ante un ambiente hostil (Shabala y Pottosin, 2014).

Evidencia reciente sugiere que la respuesta que ejercen las plantas ante distintos factores de estrés como la sequía, la salinidad, las temperaturas extremas y el déficit de nutrientes, entre otros; es de naturaleza multigénica. Lo anterior, indica que las respuestas celulares a menudo están interconectadas, ejerciendo así la activación sincronizada de múltiples genes que responden al estrés y que se comunican mediante vías de transducción de las señales con otros componentes metabólicos y hormonales (Tuteja, 2007; Udawat et al., 2016). La respuesta de las plantas contra cualquier tipo de estrés, puede involucrar características o mecanismos que evitan la exposición al estrés (resistencia) y/o mecanismos que permiten a la planta contender con el estrés, limitando y reparando el impacto negativo del daño que ha ocurrido a consecuencia de alguna situación de estrés (tolerancia) (Levitt, 1980; Bray et al., 2000). Ambas estrategias se han propuesto como alternativas redundantes propias de la evolución de las plantas (Agrawal et al., 2004). En éste escrito, se presenta una revisión de la aplicación y el empleo de los conceptos de resistencia y tolerancia; además se destacan características que describen a ambos conceptos haciendo alusión a los mecanismos de adaptación sofisticados que presentan las plantas ante condiciones de estrés abiótico como la sequía, la salinidad, el frío y el calor.

### **Factores de estrés que limitan el desarrollo óptimo de las plantas**

Las plantas, al ser organismos sésiles, han desarrollado una capacidad notable para hacer frente a una gama amplia de tensiones ambientales, que de forma individual o en múltiples combinaciones (Atkinson y Urwin, 2012), pueden alterar su metabolismo y dar lugar a efectos negativos sobre su crecimiento, su desarrollo y su productividad (Levitt, 1980; Rao et al., 2006; Rejeb et al., 2014). Entre los factores de estrés pueden incluirse los factores abióticos como la sequía, los cambios drásticos de temperatura, la deficiencia o el exceso de luz, la acumulación de contaminantes, los herbicidas, los cambios en la concentración de sales y de los nutrientes en el suelo; y dentro de los factores bióticos se puede incluir, el ataque de insectos herbívoros y de patógenos (Levitt, 1980; Strauss y Agrawal, 1999; Nicot et al., 2005; Rao et al., 2006; Gill y Tuteja, 2010; Lata y Prasad, 2011; Mitchell et al., 2016). El término “resistencia” se ha acuñado a las respuestas de defensa contra patógenos en donde las plantas resistentes responden mediante mecanismos

que evitan el desarrollo de la enfermedad (inmunes), y las no resistentes (susceptibles) desarrollan la enfermedad. Sin embargo, los términos de resistencia al estrés y tolerancia al estrés, se han usado de forma intercambiable tanto para el estrés biótico como para el estrés abiótico, aunque se reconoce que el término más adecuado para referirse al estrés abiótico es el término tolerancia (antónimo-sensibilidad) (Bray et al., 2000; Rashid, 2009). Las plantas suelen responder hacia cada uno de estos factores de estrés o a la combinación de los mismos, mediante fenómenos complejos que han sido investigados intensamente (Levitt, 1980; Núñez-Farfán et al., 2007). La forma en la que las plantas responden a un entorno medioambiental cambiante suele ser distinto y depende de la etapa de desarrollo en el que se encuentren (Wahid et al., 2007; Nemeskéri et al., 2012), ello les permite adaptarse al conjunto específico de condiciones y las limitaciones presentes en un momento determinado (Lata y Prasad, 2011).

### **La resistencia y la tolerancia como estrategias de defensa**

De forma general, algunos autores reconocen dos estrategias que a menudo utilizan las plantas para su defensa: la resistencia y la tolerancia (Mauricio et al., 1997; Núñez-Farfán et al., 2007; Stout, 2013; Mitchell et al., 2016). La resistencia la definen como “aquellas características intrínsecas de las plantas que les permiten minimizar o limitar el daño causado bajo un estado particular de estrés en un momento determinado y sin que su fenotipo se vea modificado de manera significativa” (Agrawal et al., 2004; Puijalón et al., 2011). Mientras que la tolerancia o compensación hace referencia a “la habilidad que tienen las plantas de soportar cierto nivel de daño sin reducir su rendimiento a causa de un entorno ambiental estresante”, lo que en términos de producción agrícola significa que, pese a las condiciones de estrés, los niveles de rendimiento en un cultivo tolerante se mantendrán por encima del umbral económico (Mauricio et al., 1997; Agrawal et al., 2004; Wahid et al., 2007; Puijalón et al., 2011; Stout, 2013). Ciertas consideraciones teóricas sugieren que bajo condiciones naturales todas las plantas asignan recursos simultáneamente a ambas estrategias, por lo que exhiben un patrón mixto de defensa (Núñez-Farfán et al., 2007).

## Resistencia y tolerancia ¿Conceptos mutuamente excluyentes?

Algunos autores han sugerido que la resistencia y la tolerancia representan estrategias redundantes (Van der Meijden et al., 1988; Simms y Triplett, 1994; Fineblum y Rausher, 1995); sin embargo, hoy en día se plantea que ambas estrategias de defensa coexisten de forma estable, y lejos de considerarse conceptos mutuamente excluyentes, se consideran estrategias alternativas (Squeo et al., 1996; Mauricio et al., 1997; Agrawal et al., 2004). Por tal motivo, pese a que las características que hacen tolerante a una planta no impiden el daño ocasionado por los distintos factores de estrés, éstas características sí son capaces de compensar los daños que los enemigos naturales ya han ocasionado sobre ellas; protegiendo de esta manera de los efectos perjudiciales mediante mecanismos sofisticados de adaptación (Levitt, 1980; Mauricio et al., 1997). Conceptualmente los términos de resistencia y tolerancia tienen definiciones distintas; sin embargo, en la práctica es común su uso como sinónimos (Sivasankar et al., 2012), aunque el uso indistinto no ayuda en la tarea de la correcta aplicación de los términos.

## Características de resistencia y tolerancia de plantas ante diferentes factores de estrés

Tanto en las estrategias de resistencia como en las de tolerancia es posible distinguir diferentes mecanismos empleados por las plantas para sobrevivir ante una gran cantidad de desafíos ambientales (Figura 1). Ambas estrategias inician inmediatamente después de la exposición a algún entorno estresante, desarrollando mecanismos complejos para percibir las señales externas y para mostrar las respuestas de adaptación que implican cambios morfológicos, fisiológicos y bioquímicos propios de cada especie (Tabla 1) (Bohnert et al., 1995; Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 2007). Estos cambios pueden manifestarse como resistencia mediante: 1) el ajuste estacional del crecimiento para evitar las condiciones de estrés; 2) las adaptaciones morfológicas y las adaptaciones fisiológicas, tales como el desarrollo de sistemas radiculares anchos y profundos, el engrosamiento del xilema, el incremento en la densidad de tricomas, el cierre de estomas y la acumulación de cera en la superficie de la hoja, entre otros. O bien como tolerancia, mediante 3) cambios metabólicos entre los que se encuentra un ajuste del potencial osmótico, la biosíntesis de

osmoprotectores y solutos compatibles, la activación de enzimas y los compuestos antioxidantes, la síntesis de poliaminas, la producción de Óxido Nítrico (NO), la modulación fitohormonal, la represión del crecimiento celular, la inducción de vías de señalización mediadas por enzimas y la reprogramación de la expresión génica mediante mecanismos dependientes o independientes de pequeñas moléculas de ácidos nucleicos conocidas como miRNAs, entre otras (Chavarria y dos Santos, 2012).

## 4. Conclusiones

Recientemente, muchos de los mecanismos por los que las plantas hacen frente a entornos adversos han empezado a comprenderse a profundidad. Con ello, se ha dado lugar al surgimiento de estrategias nuevas de mejoramiento que tienen como finalidad conferir ventajas adaptativas ante diferentes condiciones de estrés, y por ende propiciar el incremento en la productividad de distintos cultivos

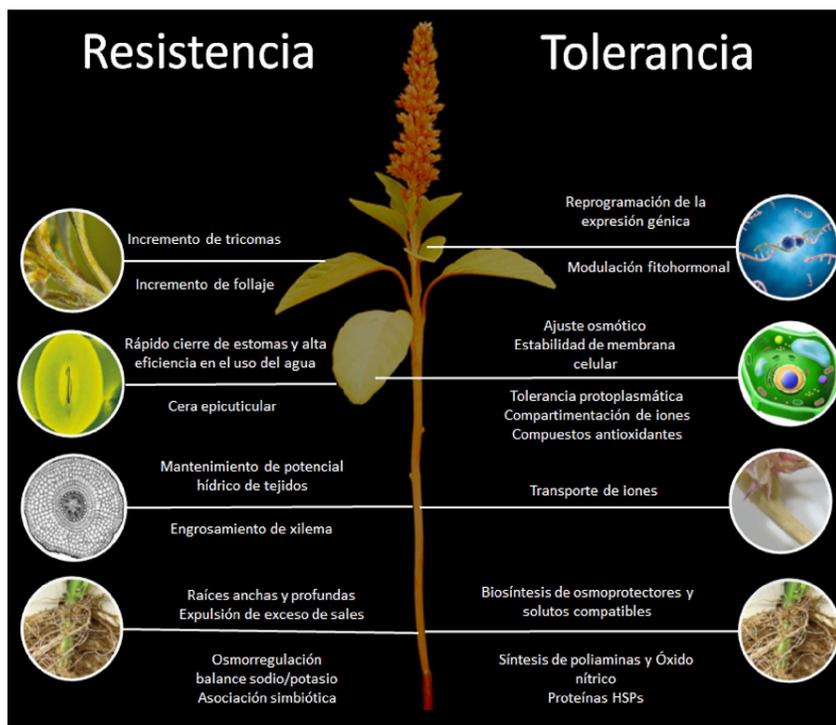


Figura 1: *Amaranthus hybridus*. Ejemplo de una planta que muestra características de resistencia y tolerancia a diferentes factores de estrés abiótico, entre ellos: Salinidad, sequía, y temperaturas extremas. Las respuestas celulares que ejercen las plantas del género *Amaranthus* ante distintos factores de estrés a menudo están interconectadas, lo que sugiere una acción sincronizada de diferentes estrategias que se comunican mediante vías de transducción de la señales con diversos componentes metabólicos y hormonales.

Tabla I. Mecanismos implicados en estrategias de resistencia y tolerancia para el manejo de diferentes factores de estrés abiótico en las plantas.

Estrategias de resistencia y tolerancia ante diferentes factores de estrés abiótico en plantas					
Estrés	Estrategias de resistencia	Referencia	Estrategias de Tolerancia	Referencia	
<b>Sequía</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Mantenimiento del potencial hídrico de los tejidos</li> <li>Floración para completar el ciclo de vida antes de la sequía</li> <li>Desarrollo de raíces profundas</li> <li>Rápido cierre de estomas</li> <li>Alta eficiencia en la captación y uso del agua</li> <li>Presencia de una gruesa capa de cera epicuticular en las hojas</li> <li>Resistencia a fotoinhibición</li> <li>Biosíntesis de ácido abscísico</li> </ul>	(Aiken y Smucker, 1996; Price, et. al, 2002)	<ul style="list-style-type: none"> <li>Biosíntesis de ácido abscísico</li> <li>Mantenimiento de turgencia y volumen celular mediante el ajuste osmótico.</li> <li>Estabilidad de la membrana celular.</li> <li>Se conserva el metabolismo celular pese a un bajo potencial hídrico</li> <li>Síntesis de osmoprotectores y solutos compatibles</li> <li>Expresión de sistemas de protección, detoxificación y reparación celular</li> <li>Síntesis de óxido nítrico</li> <li>Recambio de metabolitos, mensajeros y proteínas</li> <li>Reprogramación de la expresión génica mediada por miRNAs</li> </ul>	(Ferroud, et. al, 2015; Shukla, et. al, 2008; Tripathy, et. al, 2000)	
<b>Salinidad</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Expulsión de exceso de sales</li> <li>Acumulación del exceso de sodio en las vacuolas</li> <li>Aumento en la captación de potasio</li> <li>Balance en la concentración sodio/potasio</li> <li>Incremento de follaje</li> <li>Acidificación apoplástica</li> <li>Asociación simbiótica de raíces con hongos micorrízicos arbusculares</li> <li>Asociación de raíces con rizobacterias promotoras crecimiento vegetal</li> </ul>	(Farooq, et. al, 2015)	<ul style="list-style-type: none"> <li>Homeostasis y compartimentación de iones</li> <li>Transporte y absorción de iones</li> <li>Ajuste osmótico</li> <li>Biosíntesis de osmoprotectores y solutos compatibles</li> <li>Activación de enzimas y compuestos antioxidantes</li> <li>Síntesis de poliaminas</li> <li>Producción de Óxido Nítrico (NO)</li> <li>Modulación fitohormonal</li> <li>Reprogramación de la expresión génica mediante miRNAs</li> </ul>	(Carillo, et. al, 2011; Deivanai, et. al, 2011; Gupta y Huang, 2014; Hoque, et. al, 2008; Shukla et. al, 2008)	
<b>Frío</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Presencia de una mayor proporción de ácidos grasos insaturados en membrana celular, lo que deriva en una inferior temperatura de transición y por ende en la función celular óptima ante bajas temperaturas</li> <li>Aclimatación celular a frío. Se impide la lisis inducida por la expansión celular y la formación de lípidos hexagonales de fase II</li> </ul>	(Jan y Andrabi, 2009; Steponkus, 1984; Wu, et. al, 1997)	<ul style="list-style-type: none"> <li>Ajuste osmótico.</li> <li>Ajuste del metabolismo celular para tolerar cambios drásticos de temperatura</li> <li>Cambio de estructura y propiedades catalíticas de enzimas que confieren termo-estabilidad celular</li> <li>Estabilidad de la membrana celular.</li> <li>Activación de mecanismos de regulación para restaurar niveles normales de metabolitos</li> <li>Activación de enzimas y compuestos antioxidantes</li> <li>Acumulación de osmólitos para evitar deshidratación celular</li> <li>Síntesis de azúcares solubles, aminoácidos, ácidos orgánicos, poliaminas y lípidos</li> <li>Reprogramación de la expresión génica mediante miRNAs</li> </ul>	(Guy, 1990; Kubien, et. al, 2003; Nayyar, et. al, 2005; Shukla et. al, 2008; Yadav, 2010)	
<b>Calor</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Reducción del tamaño de las células</li> <li>Movimiento circadiano de las hojas para ocultarlas del exceso de irradiación solar</li> <li>Cierre de los estomas para evitar la pérdida de agua</li> <li>Incremento en la densidad de tricomas para el mantenimiento de un microclima que proporcione sombra y conserve la humedad en la superficie de la epidermis</li> <li>Engrosamiento del xilema</li> </ul>	(Bañon, et. al, 2004; Wahid, et. al, 2007)	<ul style="list-style-type: none"> <li>Ajuste osmótico.</li> <li>Homeostasis hormonal</li> <li>Estabilidad de la membrana celular.</li> <li>Detoxificación de ROS mediante biosíntesis de osmoprotectores</li> <li>Activación de enzimas y compuestos antioxidantes</li> <li>Biosíntesis y acumulación de solutos compatibles</li> <li>Inducción de vías de señalización MAPK y CDPK</li> <li>Activación de vías de señalización moduladas por chaperonas.</li> <li>Expresión de proteínas de choque térmico (HSPs) que permiten la mejora de procesos fisiológicos como fotosíntesis, asimilación de nutrientes y una mejor eficiencia en el uso de agua</li> <li>Reprogramación de la expresión génica mediante miRNAs</li> </ul>	(Fokar, et. al, 1998; Shanahan, et. al, 1990; Shukla, et. al, 2008; Tripathy, et. al, 2000; Wahid, et. al, 2007)	

bajo ambientes diferentes. Tanto el término de “resistencia” como el de “tolerancia” son conceptos utilizados para referirse a la capacidad que tienen las plantas de manejar el estrés, y ambos representan estrategias complejas y temas de investigación estudiados ampliamente y vigentes. Por tal motivo, es esencial el conocimiento profundo de las estrategias moleculares que han desarrollado los grupos de plantas diferentes para poder manipular y mejorar la capacidad de las plantas, pues cada una de las estrategias que utilizan, ya sea individualmente o en conjunto, juegan un papel importante en la adaptación a condiciones ambientales adversas.

## 5. Agradecimientos

Agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el proyecto financiado CB2013-221522 y al Instituto Politécnico Nacional por el proyecto financiado SIP-20160215. También agradecemos al CONACyT por las becas otorgadas a MMN, PFVH y MRR.

## 6. Referencias bibliográficas

• Agrawal, A.A., Conner, J.K., and Stinchcombe, J.R. 2004. Evolution of plant resistance and tolerance to frost damage. *Ecology Letters*. (7): 1199-1208.

• Aiken, R., and Smucker, A. 1996. Root system regulation of whole plant growth. *Annu. Rev. Phytopathol.* 34: (1) 325-346.

• Atkinson, N.J., and Urwin, P.E. 2012. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *J Exp Bot.* (63): 3523-3543.

• Bañon, S., Fernandez, J., Franco, J., Torrecillas, A., Alarcón, J., and Sánchez-Blanco, M.J. 2004. Effects of water stress and night temperature preconditioning on water relations and morphological and anatomical changes of *Lotus creticus* plants. *Sci. Hortic.* 101(3): 333-342.

• Bohnert, H.J., Nelson, D.E., and Jensen, R.G. 1995. Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell.* (7):1099-1111.

• Bray, E., Bailey, S.J., and Weretilnyk, E. 2000. Responses to abiotic stresses. Cap.22 en *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. Buchanan B, Gruissem W, Jones R. Eds. American Society of Plant Physiologists.

• Carillo, P., Annunziata, M.G., Pontecorvo, G., Fuggi, A., and Woodrow, P. 2011. Salinity stress and salt tolerance. *Abiotic Stress Plants-Mech. Adapt.* pp. 21-38

• Chavarria, G., and dos Santos, H.P. 2012. Plant water relations: absorption, transport and control mechanisms: INTECH Open Access Publisher. pp.106-132.

• Deivanai, S., Xavier, R., Vinod, V., Timalata, K., and Lim, O. 2011. Role of exogenous proline in ameliorating salt stress at early stage in two rice cultivars. *J Stress Physiol Biochem.*, 7(4) 157-174.

• Farooq, M., Hussain, M., Wakeel, A., and Siddique, K. H. 2015. Salt stress in maize: effects, resistance mechanisms, and management. A review. *Agron Sustain Dev.* 35(2): 461-481.

- Ferdous, J., Hussain, S.S., and Shi, B.J. 2015. Role of microRNAs in plant drought tolerance. *Plant Biotechnol J.* 13(3): 293-305.
- Fineblum, W.L., and Rausher, M.D. 1995. Tradeoff between resistance and tolerance to herbivore damage in a morning glory. *Nature.* (377): 517-520.
- Fokar, M., Nguyen, H.T., and Blum, A. 1998. Heat tolerance in spring wheat. Estimating cellular thermotolerance and its heritability. *Euphytica*, 104(1): 1-8.
- Gill, S.S., and Tuteja, N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem.* (48): 909-930.
- Gupta, B., and Huang, B. 2014. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *Int J Genomics.* 2014. 1-18
- Guy, C.L. 1990. Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism. *Annu Rev Plant Biol.* 41(1): 187-223.
- Hoque, M.A., Banu, M.N.A., Nakamura, Y., Shimoishi, Y., and Murata, Y. 2008. Proline and glycinebetaine enhance antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems and reduce NaCl-induced damage in cultured tobacco cells. *J plant physiol.* 165(8): 813-824.
- Jan, N., and Andrabi, K.I. 2009. Cold resistance in plants: A mystery unresolved. *Electron J Biotechnol.* 12(3): 14-15.
- Kubien, D.S., von Caemmerer, S., Furbank, R.T., and Sage, R.F. 2003. C4 photosynthesis at low temperature. A study using transgenic plants with reduced amounts of Rubisco. *Plant Physiol.* 132(3): 1577-1585.
- Lata, C., and Prasad, M. 2011. Role of DREBs in regulation of abiotic stress responses in plants. *J Exp Bot.* (62): 4731-4748.
- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Volume II. Water, radiation, salt, and other stresses: Academic Press.
- Mauricio, R., Rausher, M.D., and Burdick, D.S. 1997. Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology.* (78): 1301-1311.
- Mitchell, C., Brennan, R.M., Graham, J., and Karley, A.J. 2016. Plant Defense against Herbivorous Pests: Exploiting Resistance and Tolerance Traits for Sustainable Crop Protection. *Front Plant Sci.* (7): 1132. 1-8.
- Nayyar, H., Chander, K., Kumar, S., and Bains, T. 2005. Glycine betaine mitigates cold stress damage in chickpea. *Agron Sustain Dev.* 25(3): 381-388.
- Nemeskéri, E., Molnár, k., Víg, R., Dobos, A., and Nagy, J. 2012. Defence Strategies of Annual Plants Against Drought: INTECH Open Access Publisher. pp.133-158.
- Nicot, N., Hausman, J.F., Hoffmann, L. and Evers, D. 2005. Housekeeping gene selection for real-time RT-PCR normalization in potato during biotic and abiotic stress. *J Exp Bot.* (56): 2907-2914.
- Núñez-Farfán, J., Fornoni, J., Valverde, P.L. 2007. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 541-566.
- Price, A. H., Cairns, J. E., Horton, P., Jones, H. G., and Griffiths, H. 2002. Linking drought resistance mechanisms to drought avoidance in upland rice using a QTL approach: progress and new opportunities to integrate stomatal and mesophyll responses. *J Exp Bot.* 53(371): 989-1004.
- Puijalon, S., Bouma, T.J., Douady, C.J., Groenendael, J.V., Anten, N.P.R., Martel, E., and Bornette, G. 2011. Plant resistance to mechanical stress: evidence of an avoidance-tolerance tradeoff. *New Phytologist.* (191): 1141-1149.
- Rao, K.V., Raghavendra, A.S., and Reddy, K. 2006. Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants: Springer. pp.1-345.
- Rashid A. 2009. Stress: Perception and Tolerance. Cap. 6 en *Molecular Physiology and Biotechnology of flowering plants.* Eds. Alpha Science International Ltd. Oxford, U.K.Rejeb, I.B., Pastor, V., and Mauch-Mani, B. 2014. Plant Responses to Simultaneous Biotic and Abiotic Stress: Molecular Mechanisms. *Plants (Basel).* (3) :458-475.
- Shabala, S., Pottosin, I. 2014. Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: implications for abiotic and biotic stress tolerance. *Physiol Plant.* (151): 257-279.
- Shanahan, J., Edwards, I., Quick, J., and Fenwick, J. 1990. Membrane thermostability and heat tolerance of spring wheat. *Crop Sci.* 30(2): 247-251.
- Shinozaki, K., and Yamaguchi-Shinozaki K. 2007. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *J Exp Bot.* (58): 221-227.
- Shukla, L.I., Chinnusamy, V., and Sunkar, R. 2008. The role of microRNAs and other endogenous small RNAs in plant stress responses. *Biochim Biophys Acta.* 1779(11): 743-748.
  - Simms, E.L., Triplett, J. 1994. Costs and benefits of plant responses to disease: resistance and tolerance. *Evolution.* 1973-1985.
  - Sivasankar, S., Williams, R.W., and Greene, T.W. 2012. Abiotic stress tolerance in plants: an industry perspective. *Improving Crop Resistance to Abiotic Stress, Volume I & Volume 2:*27-47.
  - Squeo, F.A., Rada, F., García, C., Ponce, M., Rojas, A., Azócar, A. 1996. Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecol.* (105): 552-555.
  - Steponkus, P. L. 1984. Role of the plasma membrane in freezing injury and cold acclimation. *Annu Rev Plant Physiol.* 35(1): 543-584.
- Stout, M.J. 2013. Reevaluating the conceptual framework for applied research on host-plant resistance. *Insect Sci.* (20): 263-272.
- Strauss, S.Y., and Agrawal, A.A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol Evol.* (14): 179-185.
- Tripathy, J., Zhang, J., Robin, S., Nguyen, T.T., and Nguyen, H. 2000. QTLs for cell-membrane stability mapped in rice (*Oryza sativa* L.) under drought stress. *Theor Appl Genet.* 100(8): 1197-1202.
- Tuteja, N. 2007. Mechanisms of high salinity tolerance in plants. *Methods Enzymol.* (428): 419-438.
- Udawat, P., Jha, R.K., Sinha, D., Mishra, A., and Jha, B. 2016. Overexpression of a Cytosolic Abiotic Stress Responsive Universal Stress Protein (SbUSP) Mitigates Salt and Osmotic Stress in Transgenic Tobacco Plants. *Front Plant Sci.* 7:518.
- Van der Meijden, E., Wijn, M., Verkaar, H.J. 1988. Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos:* 355-363.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., Foolad, M.R. 2007. Heat tolerance in plants: an overview. *Environ Exp Bot.* 61:199-223.
- Wu, J., Lightner, J., and Warwick, N. 1997. Low-temperature damage and subsequent recovery of fabI mutant *Arabidopsis* exposed to 2 [deg] C. *Plant Physiol.* 113(2): 347-356.
- Yadav, S.K. 2010. Cold stress tolerance mechanisms in plants. A review. *Agron Sustain Dev.* 30(3): 515-527.

